1月 January
2020, 63(1): 73 - 84
昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA
http://www.insect.org.cn
doi: 10.16380/j.kcxb.2020.01.009

基于微卫星标记的中国东北地区灰飞虱遗传变异及种群遗传结构分析

姜 姗, 王兴亚, 王小奇*

(沈阳农业大学植物保护学院, 沈阳 110161)

摘要:【目的】本研究旨在明确我国东北地区灰飞虱 *Laodelphax striatellus* 种群遗传变异及种群遗传结构,阐明种群间遗传分化与基因流。【方法】利用9对微卫星引物对采自我国东北地区15个地理种群的375头灰飞虱样品进行测序与分析;利用 GeneAlex6.51, GENEPOP4.0.9 和 STRUCTURE 2.3.4 等软件分析灰飞虱地理种群间的遗传多样性、遗传分化、基因流及种群遗传结构。【结果】在所分析的375头灰飞虱个体中,各位点平均有效等位基因数 $Na = 6.898$;总体上,灰飞虱不同地理种群遗传多样性较高(平均观测杂合度 $Ho = 0.548$;平均期望杂合度 $He = 0.582$),各种群间基因流较低($Nm = 0.660$)。UPGMA 聚类树、PCoA 及 STRCTURE 分析结果表明,东北地区灰飞虱种群分为两分支:吉林(JL)和沈阳(SY2012, SY2013 和 SY2014)种群聚为一支;其余种群聚为一支。AMOVA 分析结果表明,灰飞虱遗传变异主要来自种群内(87%),种群间变异水平较低(13%)。【结论】中国东北地区灰飞虱遗传多样性较高,不同地理种群存在一定程度的遗传分化,且基因交流较低,存在一定的种群遗传结构。

关键词: 灰飞虱; 微卫星; 遗传多样性; 遗传结构; 基因流

中图分类号: Q968.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2020)01-0073-12

Genetic variation and population genetic structure of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae), in Northeast China based on microsatellite markers

JIANG Shan, WANG Xing-Ya, WANG Xiao-Qi* (College of Plant Protection, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China)

Abstract:【Aim】The purpose of this study is to clarify the population genetic variation, population genetic structure, population genetic differentiation and gene flow of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus*, in Northeast China.【Methods】Nine pairs of microsatellite primers were used to sequence and analyze 375 samples of *L. striatellus* collected from 15 geographical populations in Northeast China, and the genetic diversity, genetic differentiation, gene flow and population genetic structure of these geographical populations were analyzed using GeneAlex 6.51, GENEPOP 4.0.9 and STRUCTURE 2.3.4 based on the nine microsatellite (SSR) molecular markers.【Results】The average number of effective alleles per locus was 6.898 among the 375 individuals of *L. striatellus* assayed. In general, the genetic diversity of different geographical populations of *L. striatellus* was high (mean observed heterozygosity $Ho = 0.548$; mean expected heterozygosity $He = 0.582$), and the gene flow between different populations was low ($Nm = 0.660$). The results of UPGMA clustering tree, PCoA and

基金项目: 国家自然科学基金项目(31871950); 国家重点研发计划项目(2018YFD0200200)
作者简介: 姜姗, 女, 1994年11月生, 辽宁大连人, 硕士研究生, 研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: js9771@163.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: wxq1120@sina.com
收稿日期 Received: 2019-06-12; 接受日期 Accepted: 2019-11-06

STRCTURE analysis showed that *L. striatellus* populations in Northeast China were divided into two groups: populations from Jilin (JL) and Shenyang (SY2012, SY2013 and SY2014) were clustered into one group, and the remaining populations into another group. The AMOVA analysis showed that the genetic variation of *L. striatellus* was mainly from within the population (87%), and the inter-population variation level was low (13%).【Conclusion】The genetic diversity of *L. striatellus* in Northeast China is relatively high, different geographical populations have a certain degree of genetic differentiation, the gene exchange is low and a certain population genetic structure exists.

Key words: *Laodelphax striatellus*; microsatellite; genetic diversity; genetic structure; gene flow

灰飞虱 *Laodelphax striatellus* 隶属于半翅目(Hemiptera)飞虱科(Delphacidae),是我国重要的农业害虫之一,可危害水稻、麦类、玉米等多种禾本科植物,常可造成严重的经济损失(顾伯良等, 2005)。该种害虫广泛分布于东亚、东南亚、欧洲和北美等地区,尤以东亚温带地区发生危害最为严重,在我国水稻主产区普遍分布(刘向东等, 2006)。20 世纪 60 年代,该种害虫在江苏大面积暴发,而后 80 年代暴发趋势蔓延到山东。近年来,随着免耕、稻套麦及麦套稻等轻型栽培技术以及感病高产品种的推广应用(郃德良等, 2005),同时受冬季平均气温的升高以及生态环境的恶化等诸多因素的影响(吴雪芬等, 2005),灰飞虱的发生量逐年增加。特别是近年来,由于长期大量使用化学杀虫剂,使得灰飞虱对一些药剂产生了严重抗药性,给该种害虫的防治带来更大困难(孙志广等, 2018)。

微卫星标记(microsatellite marker),又被称为简单序列重复(simple sequence repeats, SSR),是种群遗传学和分子生态学等研究领域的重要研究手段,具有高多态性、自然选择压力小、共显性遗传、实验重复性高、对 DNA 模板要求低以及突变速率高等优点而广泛应用于遗传图谱构建、克隆、农作物育种、分子标记筛选、分子谱系地理研究等领域(Jarne and Lagoda, 1996; Tang *et al.*, 2015; Duan *et al.*, 2017)。此外,研究物种种群遗传结构是害虫综合治理的重要内容,有助于探讨其种群间遗传进化关系,揭示其起源、扩散路线及趋势,进而为明确该种害虫的发生动态与成灾适应机制提供理论基础。

近年来,随着生物技术的进步,微卫星的开发和分型技术越来越普遍。目前,我国对于灰飞虱的种群遗传多样性、种群扩散及历史动态等方面研究已有部分报道。Hoshizaki (1997)利用同工酶技术对日本和我国台湾地区不同地理种群的灰飞虱进行遗传多态性分析,发现不同地区种群灰飞虱存在地理种群差异;万由衷等(2001)对不同地理种群的灰飞虱进行 RAPD 分析,将其分为两个簇,簇 1 包括北京、上海、福建、海南、辽宁、四川及云南种群;簇 2 包括宁夏和日本种群。并且不同地区灰飞虱种群的遗传距离与其地理距离不呈相关性。对云南省和江苏省中 7 个灰飞虱的地理种群研究表明,灰飞虱 rDNA 的基因间隔区(intergenic spacer, IGS)在种内存在多态性,7 个灰飞虱种群未形成明显的地理种群分化(廖富荣, 2004)。利用 642 bp 的线粒体基因组片段对 15 个地理种群 309 头灰飞虱的测序结果进行分析,共确定 16 种单倍型,其中,单倍型 1 和单倍型 2 是最主要的单倍型,占整体的 87.7%,不同地理种群灰飞虱遗传分化程度较小(Zhang *et al.*, 2013)。利用线粒体基因(*COI* 和 *COII*)和 13 个 SSR 位点对中国 22 个灰飞虱地理种群进行种群遗传结构及种群遗传多样性的研究发现,整个气候区的微卫星多样性水平大致相似(Sun *et al.*, 2015)。

本研究利用微卫星标记对中国东北地区灰飞虱不同地理种群的遗传多样性和遗传结构进行研究,以期分析中国东北地区灰飞虱种群间的遗传分化和基因流,为制定灰飞虱综合防治措施在分子生物学方面提供借鉴。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

2012 – 2016 年,实地采集我国东北 13 个市县的 375 头灰飞虱成虫样品(表 1),其中包括分别在 2012 – 2014 年采集沈阳 3 个种群。采集时每头灰飞虱成虫保持 3 m 以上距离,避免采集到来自同一个父母本后代个体。将收集到样品浸泡在 –20℃, 95% 乙醇中,保存于沈阳农业大学植物保护学院。

1.2 灰飞虱基因组 DNA 提取

将单头试虫置于 1.5 mL 离心管中,加入蒸馏水多次洗涤后晾干,使用天根生化(北京)有限公司的血液/细胞/组织基因组DNA提取试剂盒提取灰飞

表 1　中国东北地区灰飞虱采集信息及供试个体数量

Table 1　Collecting data of *Laodelphax striatellus* in Northeast China

种群代码 Population code	采集地点 Collecting locality	经纬度 Latitude and longitude	样本数 Sample size	虫态 Developmental stage	采集时间(年-月-日) Collecting date (year-month-day)
FC	辽宁凤城 Fengcheng, Liaoning	40°23′48.08″N, 124°04′18.05″E	30	成虫 Adult	2015-05-13
PJ	辽宁盘锦 Panjin, Liaoning	41°13′54.61″N, 121°59′49.25″E	19	成虫 Adult	2015-04-22
DSQ	辽宁大石桥 Dashiqiao, Liaoning	40°38′54.41″N, 122°31′13.04″E	31	成虫 Adult	2015-05-13
SY2012	辽宁沈阳沈河 Shenhe, Shenyang, Liaoning	41°49′26.44″N, 123°32′44.11″E	22	成虫 Adult	2012-04-27
SY2013	辽宁沈阳沈河 Shenhe, Shenyang, Liaoning	41°49′26.44″N, 123°32′44.12″E	10	成虫 Adult	2013-04-27
SY2014	辽宁沈阳沈河 Shenhe, Shenyang, Liaoning	41°49′26.44″N, 123°32′44.13″E	13	成虫 Adult	2014-04-27
AS	辽宁台安 Tai′an, Liaoning	41°23′14.44″N, 122°25′50.65″E	27	成虫 Adult	2015-05-13
PLD	辽宁普兰店 Pulandian, Liaoning	39°24′3.57″N, 121°57′39.92″E	16	成虫 Adult	2015-05-13
KY	辽宁开原 Kaiyuan, Liaoning	42°32′46.71″N, 124°02′17.76″E	30	成虫 Adult	2014-09-03
HT	辽宁新民 Xinmin, Liaoning	41°59′6.69″N, 122°50′12.21″E	29	成虫 Adult	2015-05-13
MDJ	黑龙江牡丹江 Mudanjiang, Heilongjiang	44°35′37.86″N, 129°37′21.60″E	30	成虫 Adult	2016-08-21
AD	黑龙江安达 Anda, Heilongjiang	46°25′27.05″N, 125°20′15.39″E	43	成虫 Adult	2016-08-22
BC	吉林白城 Baicheng, Jilin	45°37′8.95″N, 122°51′45.60″E	15	成虫 Adult	2016-09-05
JL	吉林吉林 Jilin, Jilin	43°50′44.09″N, 126°33′17.94″E	30	成虫 Adult	2016-08-20
SYS	吉林松原 Songyuan, Jilin	45°08′27.23″N, 124°49′41.48″E	30	成虫 Adult	2016-08-22

虱总 DNA。用 NanoDrop ND-2000 超微量核酸蛋白测定仪检测提取的灰飞虱基因组 DNA 浓度以及吸光度值,将检测合格的 DNA 样品置于 -20℃冰箱内保存。

1.3　微卫星位点的筛选

根据孙荆涛(2012)和 Sun 等(2015)的 16 个灰飞虱微卫星标记进行筛选,微卫星引物由上海生工生物工程技术服务有限公司合成。经过筛选,从中选取具有多态性高,易于扩增的 9 个微卫星位点,引物信息列于表 2。

PCR 反应体系(20 μL): ddH_2O 16.3 μL, 2.5 mmol/L dNTPs 0.2 μL, 10 × EasyTaq Buffer 2 μL, 上下游引物(10 μmol/L)各 0.4 μL, EasyTaq DNA Plymerase 0.2 μL, DNA 模板 0.5 μL。反应条件: 94℃ 4 min; 94℃ 30 s, 53 ~ 58℃ 30 s, 72℃ 30 s, 共 35 个循环; 72℃延伸 5 min, 4℃保存。PCR 扩增产物通过 1.0% 琼脂糖凝胶电泳检测扩增情况后,将目标产物送往上海生工生物技术有限公司进行毛细管电泳(STR)基因检测,最后用 GeneMarker 软件进行等位基因片段大小的读取,并人工进行位点数据较对。

表 2　微卫星引物信息

Table 2　Information of microsatellite primers

位点 Locus	引物序列(5′-3′) Primer sequence	重复单元 Repeat motif	退火温度(℃) Annealing temperature	GenBank 登录号 GenBank accession number	扩增长度(bp) Amplified length
LS1	AGAGAGAGAGAGAGACACAC GAAAAAGCACTTGCCACATT	$(AC)_{5n}(AG)_6$	53	JN835260	97-177
LS3	TCTCTCTCTCTCTCACACAC GCGGTCGCTAATACACTCC	$(AC)_6$	53	JN835262	201-259
LS6	AGAGAGAGAGAGAGACACAC TAATACAGGGTGCGTCGTTAT	$(AC)_7$	53	JN835265	126-147
LS7	AGAGAGAGAGAGAGACACAC CTACCATCCATCGGAATGG	$(AC)_8$	53	JN835266	91-123
LS8	TCTCTCTCTCTCTCACACAC AACTCATTTCATAGCCCCAAC	$(AC)_{11}$	55	JN835267	84-142
LS13	GCACAGTGAAATTGCGTCAT TGTGAGTGAATTCGGGTGAA	$(GT)_9$	57	SRR035224.4952	134-166
LS12	TGCACTGACACCACAGTCAA AAGGTGTCGTCGTACCTGCT	$(GGC)_5$	58	SRR035224.123990	181-199
LS15	TCCAGCTACGGACAACAACA AAGGTGTCGTCACCCATCAT	$(ACA)_6$	57	SRR035224.153340	92-141
LS16	CCACTGGGATAAATCGATGG AGGATGAGCGGACAAAGAGA	$(GCA)_5$	56	SRR035224.161832	96-141

1.4　数据分析

本研究利用 GENEPOP 4.0.9(Raymond and Rousset, 1995)进行灰飞虱各个位点和种群哈迪-温伯格平衡检测及连锁不平衡检测。利用 GenAlex 6.51(Peakall and Smouse, 2006)软件计算种群在各位点上的等位基因数(*Na*)、观测杂合度(*Ho*)、期望杂合度(*He*)、非偏差期望杂合度(*uHe*)、Shannon 信息指数(I)、*F*-statistics 统计和基因流(*Nm*),以及位点在各种群中的等位基因数、观测杂合度、期望杂合度以及 Nei 氏期望杂合度。并根据遗传距离矩阵进行 PCoA(principal coordinates analysis)分析。使用 MEGA7(Kumar *et al.*, 2016)基于 Nei 氏遗传距离运用 UPGMA 聚类法构建系统发生树。使用 Arlequin3.5.2.2(Excoffier *et al.*, 2005)软件分析种群间遗传分化和基因流水平。用 STRUCTURE 2.3.4(Pritchard *et al.*, 2000)根据贝叶斯聚类的方法分析种群遗传结构,重复 10 000 次。使用 Evanno 的 ΔK 方法(Evanno *et al.*, 2005)确定最佳的 K 值后使用 CLUMPP1.1.2 软件(Jakobsson and Rosenberg, 2007)对结果进比对和整合并使用 Excel 2016 作图。使用 GeneAlex 6.51 软件进行分子方差分析(AMOVA),将 15 个灰飞虱地理种群作为整体,按照贝叶斯聚类结果分别进行分组,然后分别在这两种分组方式下进行 AMOVA 分析。

2　结果

2.1　灰飞虱种群微卫星位点的检测

通过荧光引物优化和筛选,确定了 9 对扩增效果较好且多态性高的微卫星位点(表 2)。并按理论片段大小将 9 对荧光标记分为 3 组。使用 GENEPOP 4.0.9 对各位点进行哈迪-温伯格平衡检验,其结果经过 Bonferroni 校正,大部分位点未偏离哈迪-温伯格平衡($P<0.00024$),且偏离哈迪-温伯格平衡的种群基本都表现出杂合子缺失情况(表 3)。对微卫星之间的连锁不平衡性测验发现,各位点间不存在显著连锁现象($P<0.05$)。

9 个位点无效等位基因频率为 0.021~0.127,其中位点 LS1 的无效等位基因频率最高为 0.127,所有位点的无效等位基因频率均小于 0.200。由中国东北地区 15 个灰飞虱地理种群在 9 个微卫星位点上的遗传多样性参数值(表 4)可知,每个位点的平均等位基因数为 20,平均观测杂合度为 0.566,平均期望杂合度为 0.814,平均 Nei 氏期望杂合度为 0.813。总体上,灰飞虱各位点等位基因数较高,杂合度水平较高且近交系数低,表明遗传多样性较高。

表 3　9 个微卫星位点在中国东北地区各灰飞虱种群中的哈迪-温伯格平衡的检测

Table 3　Hardy-Weinberg equilibrium test in each population of *Laodelphax striatellus* in Northeast China at nine SSR Locus

种群代码 Population code	位点 Locus LS1	LS3	LS6	LS7	LS8	LS13	LS12	LS15	LS16
FC	0.002	0.001	0.000*	0.000*	0.004	0.855	0.001	0.001	0.122
PJ	0.019	0.000*	0.001	0.227	0.017	0.031	0.035	0.000*	0.000*
DSQ	0.028	0.000*	0.001	0.000*	0.024	0.163	0.991	0.001	0.670
SY2012	0.242	0.929	0.000*	0.001	0.230	0.000*	0.042	0.129	0.000*
SY2013	0.000*	1.000	0.000*	1.000	0.084	0.000*	1.000	0.000*	0.007
SY2014	0.004	0.845	0.000*	0.729	0.004	0.000*	1.000	0.122	0.002
AS	0.006	0.264	0.367	0.499	0.217	0.119	0.100	0.838	0.224
PLD	0.014	0.249	0.245	0.753	0.166	0.518	0.423	0.293	0.628
KY	1.000	0.000*	0.025	0.818	0.017	1.000	0.264	0.158	1.000
HT	0.000*	0.134	0.027	0.988	0.001	0.612	0.000*	0.855	0.095
MDJ	0.006	0.000*	0.000*	0.012	0.088	0.444	0.310	0.236	0.000*
AD	0.001	0.594	0.030	0.005	0.000*	0.348	0.073	0.000*	0.000*
BC	0.031	1.000	1.000	0.554	0.061	0.093	0.830	0.434	0.570
JL	0.011	0.851	0.000*	0.018	0.031	0.000*	0.017	0.198	0.017
SYS	0.000*	0.032	0.562	0.219	0.000*	0.854	0.022	0.001	0.461

种群代码见表 1；下同。For population code, see Table 1. The same below. 星号表示经 Bonferroni 校正后与哈迪温伯格平衡存在显著偏差（$P<0.00024$）。Asterisk indicates significant deviation from Hardy-Weinberg equilibrium after Bonferroni correction ($P<0.00024$).

表 4　中国东北地区 15 个灰飞虱地理种群中 9 个微卫星位点的遗传多样性

Table 4　Genetic diversity of nine microsatellite loci in 15 populations of *Laodelphax striatellus* in Northeast China

位点 Locus	样本量 Sample size	等位基因数 Number of alleles *Na*	有效等位基因数 Number of effective alleles *Ne*	Shannon 信息指数 Shannon-Weiner index *I*	观测杂合度 Observed heterozygosity *Ho*	期望杂合度 Expected heterozygosity *He*	Nei 氏期望杂合度 Nei's expected heterozygosity	无效等位基因频率 Null allele frequency
LS1	654	34	3.919	2.130	0.312	0.746	0.745	0.127
LS3	646	45	14.303	3.071	0.678	0.932	0.930	0.042
LS6	548	13	4.799	1.888	0.460	0.793	0.792	0.091
LS7	706	17	6.932	2.204	0.629	0.857	0.856	0.042
LS8	690	33	11.563	2.753	0.641	0.915	0.914	0.084
LS13	596	8	2.399	1.198	0.456	0.584	0.583	0.037
LS12	714	9	5.250	1.823	0.487	0.811	0.810	0.101
LS15	728	12	6.459	2.067	0.714	0.846	0.845	0.031
LS16	744	16	6.452	2.173	0.712	0.846	0.845	0.021
平均值 Mean	670	20	6.898	2.145	0.566	0.814	0.813	0.064

此外（表 5），各个灰飞虱种群平均等位基因数为 5.511，平均有效等位基因数为 3.253，平均观测杂合度为 0.548，平均期望杂合度为 0.582。Shannon 信息指数在 0.614 ~ 1.679 间。其中，开原（KY）种群遗传多样性最低，普兰店（PLD）种群遗传多样性则最高。

2.2　灰飞虱种群遗传分化与基因流

通过每个位点的固定指数 F_{IS}，F_{IT}和 F_{ST}检验种群的遗传分化，各个位点的 F-statistics 分析结果如下。9 个微卫星位点在 15 个灰飞虱地理种群内近交系数（F_{IS}）在 −0.223 ~ 0.367 之间，群体总近交系数（F_{IT}）范围为 0.098 ~ 0.618。种群间分化系数（F_{ST}）范围为 0.178 ~ 0.462。根据基因流的大小，位点 LS8 的基因交流程度相对较大（$1<Nm<4$），其余位点间基因交流程度较小（$Nm<1$），总体上，各位点间基因流大小为 0.660。

灰飞虱不同地理种群间遗传分化（F_{ST}）及基因流（Nm）研究结果表明，各地理种群间的遗传分化指

表 5 中国东北地区 15 个灰飞虱地理种群的遗传多样性

Table 5 Genetic diversity among 15 populations of *Laodelphax striatellus* in Northeast China

种群代码 Population code	等位基因数 Number of alleles *Na*	有效等位基因数 Number of effective alleles *Ne*	Shannon 信息指数 Shannon-Weiner index *I*	观测杂合度 Observed heterozygosity H_O	期望杂合度 Expected heterozygosity *He*	非偏差期望杂合度 Unbiased expected heterozygosity *uHe*	固定指数 Fixation index *F*
FC	7.111 ± 0.841	4.199 ± 0.614	1.516 ± 0.185	0.573 ± 0.082	0.682 ± 0.073	0.693 ± 0.0734	0.168 ± 0.096
PJ	6.778 ± 0.812	3.570 ± 0.358	1.464 ± 0.114	0.550 ± 0.090	0.688 ± 0.044	0.714 ± 0.046	0.204 ± 0.116
DSQ	7.778 ± 1.382	4.785 ± 0.988	1.569 ± 0.211	0.635 ± 0.085	0.696 ± 0.075	0.708 ± 0.076	0.100 ± 0.067
SY2012	4.667 ± 1.202	2.580 ± 0.679	1.025 ± 0.246	0.582 ± 0.128	0.496 ± 0.102	0.516 ± 0.108	−0.213 ± 0.154
SY2013	3.111 ± 0.790	1.977 ± 0.489	0.705 ± 0.217	0.437 ± 0.135	0.358 ± 0.103	0.394 ± 0.114	−0.211 ± 0.118
SY2014	4.222 ± 1.051	2.815 ± 0.865	0.972 ± 0.246	0.469 ± 0.122	0.473 ± 0.104	0.505 ± 0.113	−0.063 ± 0.186
AS	4.556 ± 0.530	2.956 ± 0.382	1.160 ± 0.120	0.584 ± 0.067	0.616 ± 0.0463	0.627 ± 0.047	0.067 ± 0.060
PLD	7.890 ± 1.060	4.838 ± 0.695	1.679 ± 0.149	0.719 ± 0.066	0.749 ± 0.043	0.774 ± 0.044	0.055 ± 0.057
KY	2.890 ± 0.389	1.638 ± 0.140	0.614 ± 0.093	0.374 ± 0.071	0.354 ± 0.055	0.360 ± 0.056	−0.045 ± 0.085
HT	6.333 ± 0.553	3.849 ± 0.471	1.440 ± 0.130	0.614 ± 0.098	0.692 ± 0.053	0.705 ± 0.054	0.134 ± 0.116
MDJ	5.890 ± 0.696	3.531 ± 0.507	1.352 ± 0.151	0.611 ± 0.078	0.658 ± 0.054	0.670 ± 0.055	0.061 ± 0.010
AD	7.444 ± 0.899	4.313 ± 0.605	1.551 ± 0.155	0.546 ± 0.061	0.708 ± 0.059	0.718 ± 0.059	0.218 ± 0.065
BC	4.000 ± 0.408	2.406 ± 0.224	0.993 ± 0.091	0.560 ± 0.038	0.557 ± 0.040	0.577 ± 0.041	−0.018 ± 0.051
JL	4.000 ± 1.014	1.823 ± 0.418	0.665 ± 0.225	0.333 ± 0.128	0.319 ± 0.110	0.328 ± 0.112	0.241 ± 0.162
SYS	6.000 ± 0.553	3.511 ± 0.442	1.374 ± 0.114	0.630 ± 0.064	0.679 ± 0.038	0.690 ± 0.039	0.074 ± 0.079
平均值 ± 标准误 Mean ± *SE*	5.511 ± 0.812	3.253 ± 0.525	1.205 ± 0.163	0.548 ± 0.088	0.582 ± 0.067	0.599 ± 0.069	0.051 ± 0.101

数为 0.012 ~ 0.550。其中，沈阳(SY2012)和沈阳(SY2014)种群间遗传分化最小(F_{ST} = 0.012)，吉林(JL)和开原(KY)种群间遗传分化最大(F_{ST} = 0.550)。各地理种群间基因流 *Nm* 为 0.204 ~ 20.275。其中，沈阳(SY2012)和沈阳(SY2014)种群间基因流最大(*Nm* = 20.075)，吉林(JL)和开原(KY)种群间基因流最小(*Nm* = 0.204)。此外，吉林(JL)种群与其他 14 个地理种群的基因流(*Nm*)均小于 1，遗传分化系数(F_{ST})均大于 0.25。因此，吉林种群与其他种群存在较大的遗传分化，其他大部分种群间遗传分化不明显(表 6)。

表 6 中国东北地区 15 个灰飞虱地理种群间成对固定系数 F_{ST}(下三角)及基因流 *Nm*(上三角)分析

Table 6 Pairwise F_{ST} (below diagonal) and gene flow *Nm* (above diagonal) among 15 populations of *Laodelphax striatellus* in Northeast China

种群代码 Population code	FC	PJ	DSQ	SY2012	SY2013	SY2014	AS	PLD	KY	HT	MDJ	AD	BC	JL	SYS
FC		1.014	5.671	0.793	0.560	0.634	1.098	1.593	1.593	0.979	1.197	1.339	0.740	0.334	1.352
PJ	0.198		0.967	0.992	0.696	0.806	0.856	1.757	0.356	0.991	1.268	1.339	0.740	0.332	1.029
DSQ	0.042	0.205		0.734	0.536	0.611	1.023	1.584	0.377	1.051	1.330	1.236	0.741	0.371	1.287
SY2012	0.240	0.201	0.254		2.940	20.275	0.668	1.399	0.395	0.976	0.732	1.029	0.862	0.358	0.947
SY2013	0.309	0.264	0.318	0.078		10.051	0.438	0.784	0.235	0.604	0.504	0.636	0.496	0.252	0.553
SY2014	0.283	0.237	0.290	0.012	0.024		0.530	1.097	0.294	0.813	0.634	0.757	0.563	0.339	0.660
AS	0.185	0.226	0.196	0.272	0.363	0.321		2.036	0.425	1.331	1.317	1.494	0.903	0.315	2.041
PLD	0.136	0.125	0.136	0.152	0.242	0.186	0.109		0.735	3.326	2.480	2.480	1.157	0.535	3.469
KY	0.402	0.412	0.399	0.387	0.516	0.460	0.370	0.254		0.536	0.504	0.477	0.257	0.204	0.487
HT	0.203	0.201	0.192	0.204	0.293	0.235	0.158	0.070	0.318		1.347	1.332	1.009	0.537	1.298
MDJ	0.173	0.165	0.158	0.255	0.331	0.283	0.160	0.092	0.332	0.157		1.723	0.713	0.348	1.638
AD	0.157	0.141	0.168	0.195	0.282	0.248	0.143	0.092	0.344	0.158	0.127		0.904	0.461	2.352
BC	0.253	0.255	0.252	0.225	0.335	0.308	0.217	0.178	0.493	0.199	0.260	0.217*		0.316	1.041
JL	0.428	0.430	0.402	0.411	0.498	0.424	0.442	0.319	0.550	0.318	0.418	0.352*	0.442*		0.468
SYS	0.156	0.195	0.163	0.209	0.311	0.275	0.109	0.067	0.339	0.162	0.132	0.096	0.194	0.348	

* $P < 0.05$ (多重检验 Multiple test).

研究结果表明，不同地理种群灰飞虱的遗传距离在 0.135 ~ 2.198 之间，凤城（FC）和大石桥（DSQ）种群间的遗传距离最小（0.135），吉林（JL）种群和凤城（FC）种群间遗传距离最大（2.198）（表 7）。此外，不同地理种群灰飞虱的遗传相似度为 0.111 ~ 0.874，凤城（FC）和吉林（JL）种群间遗传相似度最小（0.111），凤城（FC）和大石桥（DSQ）种群遗传相似度最大（0.874）。

表 7　中国东北地区 15 个灰飞虱地理种群间的遗传距离（下三角）和遗传相似度（上三角）

Table 7　Genetic distance（below diagonal）and genetic similarity（above diagonal）among 15 populations of *Laodelphax striatellus* in Northeast China

种群代码 Population code	FC	PJ	DSQ	SY2012	SY2013	SY2014	AS	PLD	KY	HT	MDJ	AD	BC	JL	SYS
FC		0.398	0.874	0.252	0.171	0.176	0.544	0.553	0.264	0.392	0.538	0.527	0.379	0.111	0.567
PJ	0.920		0.352	0.303	0.231	0.283	0.402	0.551	0.305	0.366	0.541	0.547	0.360	0.123	0.406
DSQ	0.135	1.044		0.211	0.161	0.158	0.499	0.534	0.253	0.414	0.570	0.474	0.361	0.140	0.533
SY2012	1.379	1.193	1.554		0.715	0.785	0.221	0.475	0.399	0.357	0.224	0.240	0.399	0.201	0.308
SY2013	1.769	1.464	1.827	0.336		0.833	0.129	0.345	0.292	0.244	0.135	0.137	0.343	0.129	0.190
SY2014	1.737	1.263	1.842	0.242	0.183		0.198	0.463	0.340	0.353	0.220	0.213	0.358	0.190	0.264
AS	0.609	0.910	0.696	1.510	2.048	1.618		0.717	0.446	0.613	0.637	0.640	0.561	0.127	0.750
PLD	0.593	0.596	0.627	0.745	1.064	0.770	0.332		0.678	0.761	0.728	0.725	0.547	0.342	0.784
KY	1.334	1.187	1.374	0.919	1.233	1.079	0.807	0.388		0.501	0.494	0.378	0.221	0.283	0.455
HT	0.937	1.004	0.883	1.030	1.412	1.042	0.490	0.273	0.690		0.577	0.515	0.531	0.384	0.539
MDJ	0.621	0.615	0.562	1.498	2.006	1.512	0.452	0.318	0.705	0.550		0.649	0.393	0.166	0.660
AD	0.641	0.603	0.746	1.427	1.986	1.545	0.447	0.322	0.973	0.663	0.432		0.456	0.243	0.728
BC	0.970	1.023	1.019	0.920	1.070	1.026	0.577	0.603	1.511	0.634	0.935	0.785		0.185	0.559
JL	2.198	2.095	1.967	1.607	2.045	1.661	2.066	1.072	1.262	0.958	1.794	1.415	1.686		0.266
SYS	0.567	0.900	0.629	1.177	1.660	1.333	0.288	0.244	0.788	0.618	0.416	0.318	0.582	1.324	

2.3　灰飞虱地理种群遗传结构

利用 UPGMA 法对 15 个灰飞虱地理种群进行 Nei 氏聚类分析，在相似系数为 0.80 处，总共 15 个灰飞虱种群被两支，第一支为吉林市（JL）种群，第二支为其他种群。而在相似系数为 0.70 处，第二支种群又被分为沈阳种群（SY2012，SY2013 和 SY2014）和其他种群（图 1）。

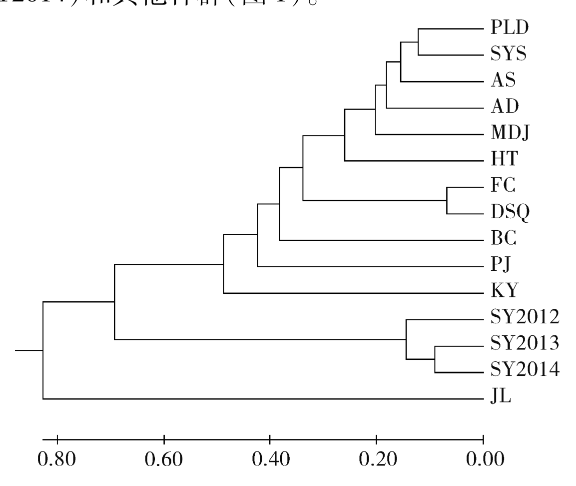


图 1　中国东北地区 15 个灰飞虱地理种群间基于 Nei 氏遗传距离的 UPGMA 聚类图

Fig. 1　UPGMA dendrogram for 15 geographical populations of *Laodelphax striatellus* in Northeast China based on Nei's genetic distance

基于遗传距离矩阵构建的 PCoA 结果显示，第 1 和第 2 坐标轴上 SSR 变异贡献率分别为 43% 和 14%，基于贝叶斯聚类的中国东北地区灰飞虱 15 个地理种群也产生了类似的遗传结构（图 2），其中沈阳种群（SY2012，SY2013 和 SY2014）和吉林种群（JL）倾向于聚为一组，而其余种群种群聚为一组。

应用 STRUCTURE 2.3.4 软件对每个 K 值均运算 10 次，当 K = 2 时（图 3），为最佳分组方式。聚类结果显示，当 K = 2 时，吉林种群（JL）、沈阳种群（SY2012，SY2013 和 SY2014）和开原种群（KY）聚为一个类群，其余种群聚为一个类群（图 4）。

2.4　AMOVA 分子方差分析

本研究将中国东北地区灰飞虱种群作为整体进行分子方差分析（表 8），根据 ΔK 值将 15 个地理种群分为 2 个组，综合 PCoA 结果，第 1 组为沈阳种群（SY2012，SY2013 和 SY2014）和吉林种群（JL）组，第 2 组为其他种群组，进行分子方差分析（表 8）。从总群体分析来看，不同种群间存在一定的遗传分化（F_{ST} = 0.131，P < 0.001）。其中，87% 的遗传变异来自种群内部。变异等级分析（hierarchical AMOVA）分析结果表明，不同组之间存在明显分化，占全部遗传差异的 25%，同一区域内不同地理种群

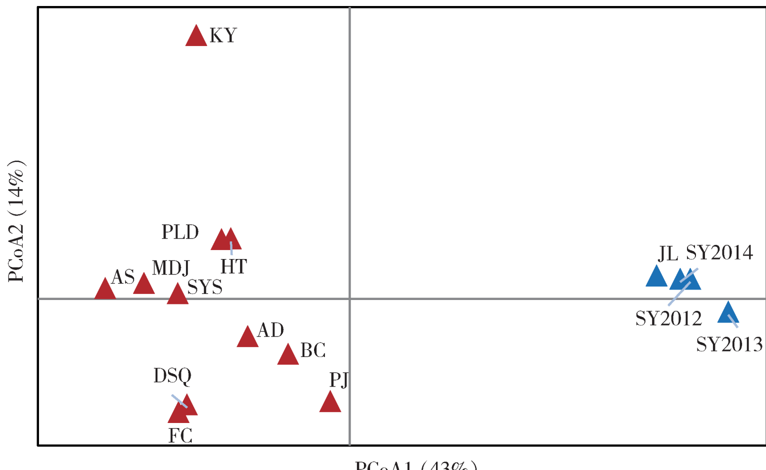


图 2 中国东北地区 15 个灰飞虱地理种群基于 F_{ST}值的遗传距离矩阵的主坐标分析(PCoA)

Fig. 2 Principal coordinate analysis (PCoA) of 15 geographical populations of *Laodelphax striatellus* in Northeast China based on the genetic distance matrix of F_{ST} values

轴 1 和轴 2 分别解释了 43 % 和 14 % 的变异。Forty-three percent of the variation was explained by axis 1 and 14% by axis 2.

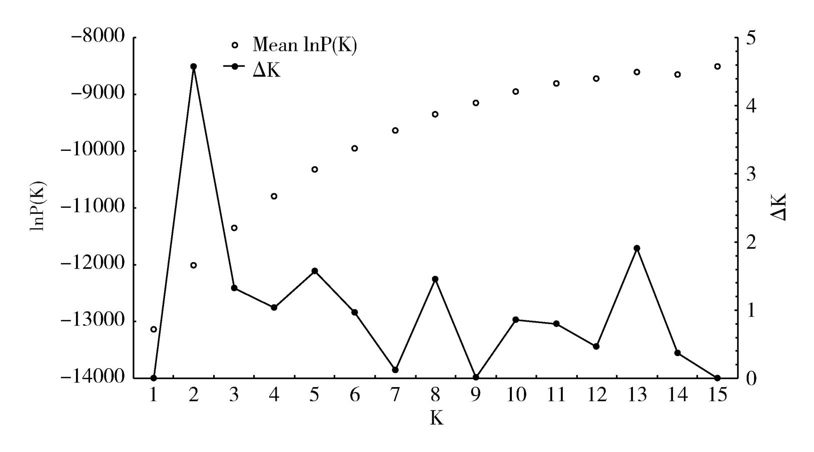


图 3 lnP(K)值变动图和 ΔK 方法绘制的 K 值变动图

Fig. 3 The graph of the value lnP(K) in each K and the number of the inferred clusters (K) by ΔK method

1 – 15：分别为 15 个地理种群 Fifteen geographical populations, respectively.

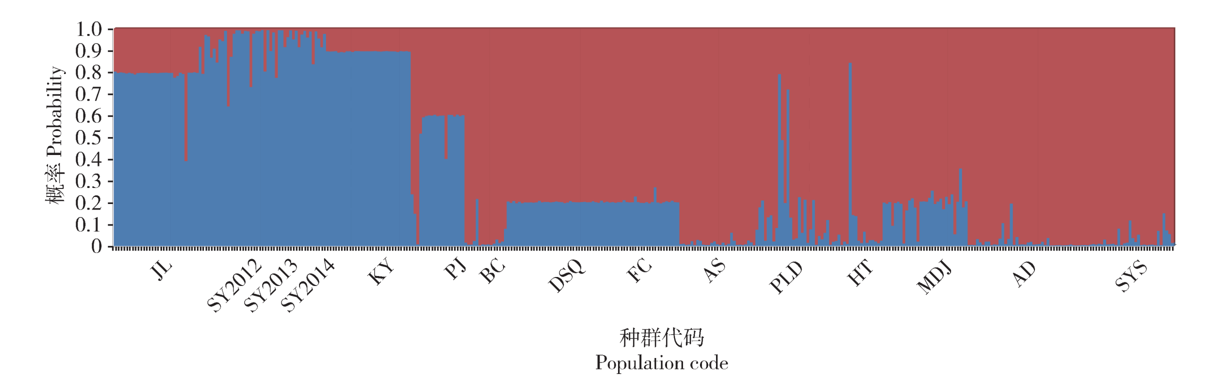


图 4 基于 9 个微卫星位点的中国东北地区灰飞虱 15 个地理种群的 STRUCTURE 聚类分析

Fig. 4 STRUCTURE clustering analysis of 15 geographical populations of *Laodelphax striatellus* in Northeast China based on nine microsatellite loci

表 8　中国东北地区 15 个灰飞虱地理种群的 AMOVA 分析

Table 8　AMOVA analysis of 15 geographical populations of *Laodelphax striatellus* in Northeast China

变异来源 Source of variation	自由度 *d.f.*	平方和 Sum of squares	方差分量 Variance components	变异百分比 Percentage of variation	*P* 值 *P*-value	固定指数 Fixation index
AMOVA 总群体分析 Global AMOVA analysis						
种群间 Among populations	14	63.302	4.522	13	0.001	F_{ST} = 0.131
种群内 Within populations	360	343.600	0.954	87	0.001	
分子变异等级分析 Hierarchical AMOVA analysis						
组间 Among regions	1	464.471	3.205	25	0.001	F_{ST} = 0.248
组内种群间 Among populations	13	1 094.404	3.117	24	0.001	F_{IS} = 0.321
种群内 Within populations	360	2 374.293	6.595	51	0.001	F_{IT} = 0.489

间的遗传分化占全部遗传变异的 24%，另外 51% 遗传变异来自种群内。

2.5　遗传距离与地理距离间的相关性分析

如图 5 所示，对 15 个灰飞虱地理种群间的遗传距离与地理距离进行相关性回归分析，回归方程为 $y = 0.0061x + 0.1323$ ($r = 0.036$, $P = 0.480$)，由此可见，15 个灰飞虱地理种群的遗传距离与地理距离无显著相关性。

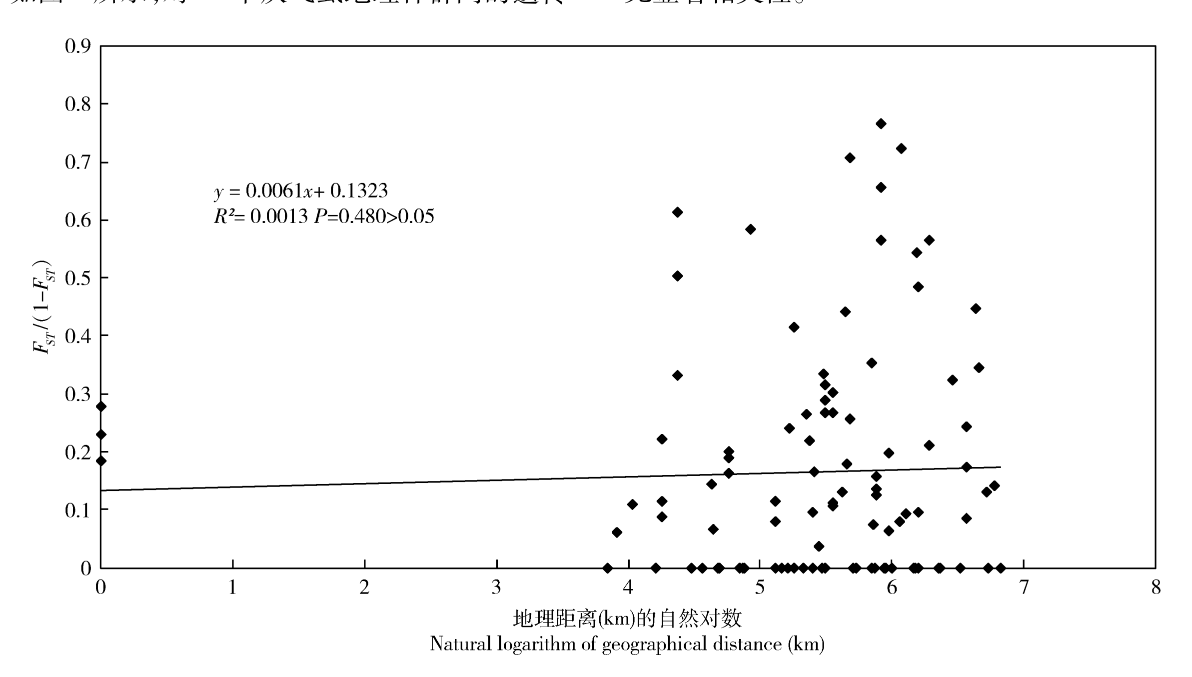


图 5　基于 9 个微卫星位点的中国东北地区灰飞虱 15 个地理种群遗传距离与地理距离间的相关性分析

Fig. 5　Regression analysis between genetic distance and geographical distance among 15 populations of *Laodelphax striatellus* in Northeast China based on nine microsatellite loci

3　讨论

3.1　种群遗传多样性

探究物种遗传变异有助于揭示物种起源与进化历史（Lohman *et al.*, 2008）。通常认为，物种具有较高的遗传变异，说明其可能更具有较强的适合环境变化的能力（Eriksson *et al.*, 1993）。等位基因数和杂合度水平是群体内遗传变异的重要指标，同时也是微卫星位点遗传多样性指标，但等位基因数目容易受到样本量的影响（Maudet *et al.*, 2002），样本量的大小与等位基因数呈正相关（杨君等，2018）。等位基因数越多，说明该位点的遗传多样性越高。观测杂合度（*Ho*）是一个座位的杂合子数除以观察个体总数，它与期望杂合度（*He*）相比，更易受样本大小等因素的影响（杨泽宇等，2007）。Takezaki 和

Nei(1996)提出微卫星计算出的期望杂合度(*He*)在0.300～0.800之间,则可说明群体遗传多样性较高。

在本研究中,15个灰飞虱地理种群375头灰飞虱的SSR分析结果发现,9个微卫星多态性较高,平均每个位点对应15个地理种群的等位基因数介于8～45个,平均为20个(表4)。说明此9对微卫星引物在15个地理种群中所提供的多态信息含量较为丰富,遗传多样性分析结果可靠。15个地理种群的平均观测杂合度和平均期望杂合度分别为0.548和0.582(表5)。各地理种群遗传多样性较高,说明了灰飞虱对环境的适应能力较强(牛成伟等,2006)。Sun等(2012)开发了9个灰飞虱的微卫星位点,并对中国3个地理种群(江苏、山东和浙江)进行微卫星研究,结果显示这些位点具有高度多态性,每个位点对应的3个种群有13～30个等位基因。蒋欣雨(2014)开发了7个微卫星位点对3个灰飞虱种群进行种群遗传多样性的分析,得出3个种群的观察杂合度和预期杂合度分别在0.543～0.971和0.604～0.876之间。Sun等(2015)对中国24个灰飞虱地理种群进行遗传多样性分析的结果也与本研究得出结果相似,平均观测杂合度H_O值为0.590～0.774,*uHe*值为0.752～0.810。总体上,我国东北地区不同地理种群灰飞虱具有较高的遗传多样性。

3.2 种群遗传分化与基因流

种群间固定指数F_{ST}反映了种群间的分化程度。F_{ST}越接近0,种群间越相似;越接近于1,分化越显著。本研究结果表明,不同地理种群的灰飞虱具有一定的遗传分化,各地理种群间的遗传分化系数为0.012～0.550,各地理种群间的基因流*Nm*为0.204～20.275(表6),其中吉林种群(JL)与其他14个地理种群的基因流均小于1,遗传分化系数均大于0.25,说明吉林种群(JL)较其他种群有一定的遗传分化。孙荆涛(2012)对灰飞虱种群的F_{ST}结果显示总体F_{ST}为0.0036,只有东北的两个种群有较微弱的分化,这与本研究结果相似。

3.3 种群遗传结构

通过构建UPGMA系统发育树、主坐标分析(PCoA)及STRUCTURE聚类分析进行种群遗传结构分析(图1～4),结果表明,灰飞虱具有一定的谱系遗传结构,吉林种群(JL)相对其他种群产生较为明显的遗传分化。此外,AMOVA分子方差分析表明(表8),87%遗传变异主要发生在种群内,变异等级分析(hierarchical AMOVA)分析结果表明,不同组之间存在明显分化,同一区域内不同地理种群间的遗传分化,占全部遗传变异的24%,另外,51%遗传变异来自种群内,表明东北地区灰飞虱已存在明显的遗传分化,而灰飞虱遗传分化无一定的地域性差异,地理距离对灰飞虱遗传分化没有显著的影响。蒋欣雨(2014)利用7个微卫星位点对3个灰飞虱种群进行种群遗传多样性的分析,结果显示灰飞虱种群分化较小,但东北黑龙江两个种群与其他种群相比分化程度较高,说明东北种群发生了一定程度的遗传分化,这可能与灰飞虱种群中存在居留型导致的。这一研究现象与本研究吻合。

东北夏秋的主要风向是西南风和南风,显然不利于春季迁入的昆虫往南回迁,有可能对迁入东北的昆虫种群具有Pied pipe效应(武向文, 2001)。而国内报道灰飞虱在东北地区能够以若虫越冬(林志伟等, 2004)。利用线粒体基因(*COI*和*COII*)和13个SSR位点对中国22个灰飞虱地理种群进行种群遗传结构及种群遗传多样性的研究发现,整个气候区的微卫星多样性水平大致相似,由于线粒体基因组比核基因组更易受到影响,温带地区的线粒体多样性水平明显低于其他气候区。推测可能由于东北地区的水稻种植面积扩大使得灰飞虱大量迁移导致的遗传分化(Sun *et al*., 2015)。侯文杰(2013)比较了我国5个地理种群(郑州、嘉兴、沈阳、济宁、南京)中不同灰飞虱种群的生态学特性差异,从雌雄比、发育历期、有效积温等方面发现沈阳地区灰飞虱种群与其他地区种群有较大不同。从19世纪末开始,东北地区水稻种植面积从东北的东部地区开始扩大,慢慢扩大到南部地区和北部地区,这可能为迁飞的灰飞虱提供了一定的食物来源,因此东北地区灰飞虱的遗传分化可能是种群中迁飞型与居留型的分化导致。

3.4 害虫防治启示与未来工作

目前,灰飞虱广泛分布于我国各水稻主产区,该种害虫的远距离迁飞行为使得我国部分地区灰飞虱种群存在一定的基因流(Sun *et al*., 2015),抗性基因随长距离迁飞而扩散,可能导致杀虫剂抗性基因的迅速传播。因此,在较大的时空范围内调查具有杀虫剂抗药性的灰飞虱种群,研究种群中抗性基因相对于遗传结构和基因流水平的分布,能够确定其对杀虫剂的抗药性水平。本研究所使用的灰飞虱样品均采自东北地区,下一步仍需对全国地区的灰飞虱种群进行样品采集,针对全国地区的灰飞虱种群

进行遗传多样性及遗传结构的研究。

除了地理和气候以外，寄主植物的专化性和杀虫剂的施用也可能影响灰飞虱种群遗传变异的分布（Brévault *et al.*, 2008）。因此，针对同一地区灰飞虱不同年际间的种群多样性及遗传结构研究将有助于揭示灰飞虱对该地区的适应性。本文对东北地区的灰飞虱遗传多样性及遗传结构进行了研究，但由于样品采集限制，东北地区灰飞虱同一地区不同年际间的种群多样性及遗传结构尚未明确。此外，近年来以菌治虫的的思路受到广泛重视，对稻飞虱体内微生物的多样性的研究，能够为将来以菌治虫打下基础（Berasategui *et al.*, 2016）。而针对灰飞虱在我国的种群扩散路径及种群分化历史的深入研究，对灰飞虱的预测预报具有重要作用。因此，未来为了更好地理解灰飞虱的种群历史和种群遗传结构及对其未来的扩散进行准确预测预报，还需多种手段进行进一步研究。

参考文献（References）

Berasategui A, Shukla S, Salem H, Kaltenpoth M, 2016. Potential applications of insect symbionts in biotechnology. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 100(4): 1567–1577.

Brévault T, Carletto J, Linderme D, Vanlerberghe-Masutti F, 2008. Genetic diversity of the cotton aphid *Aphis gossypii* in the unstable environment of a cotton growing area. *Agr. For. Entomol.*, 10(3): 215–223.

Duan XL, Peng X, Qiao XF, Chen MH, 2017. Life cycle and population genetics of bird cherry-oat aphids *Rhopalosiphum padi* in China: an important pest on wheat crops. *J. Pest Sci.*, 90(1): 103–116.

Eriksson G, Namkoong G, Roberds JH, 1993. Dynamic gene conservation for uncertain futures. *For. Ecol. Manag.*, 62(1–4): 15–37.

Evanno G, Regnaut S, Goudet J, 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol. Ecol.*, 14(8): 2611–2620.

Excoffier L, Laval G, Schneider S, 2005. Arlequin ver. 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis. *Evol. Bioinform. Online*, 1: 47–50.

Gu BL, Xue PX, Shi WX, Zhou LH, 2005. Observation on rice spikes infected by *Laodelphax striatellus* and rice yield loss. *China Plant Prot.*, 25(5): 7–8. ［顾伯良，薛萍霞，施文贤，周丽花，2005. 水稻灰飞虱转移穗部为害及其对产量损失的观察. 中国植保导刊，25(5): 7–8］

Hoshizaki S, 1997. Allozyme polymorphism and geographic variation in the small brown planthopper, *Laodephax striatellus* (Homoptera: Dwlphacidae). *Biochem. Genet.*, 35(11–12): 383–393.

Hou WJ, 2013. Comparison of Biological Characteristics of *Laodephax striatellus* in Different Geographical Populations. MSc Thesis, Nanjing Agricultural University, Nanjing. ［侯文杰，2013. 不同地理种群灰飞虱生态学特性的比较研究. 南京：南京农业大学硕士学位论文］

Jakobsson M, Rosenberg NA, 2007. CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics*, 23(14): 1801–1806.

Jarne P, Lagoda PJL, 1996. Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends Ecol.*, 11(10): 424–429.

Jiang XY, 2014. Microsatellites Isolation and Population Genetic Structure Analysis of *Sogatella furcifera* and *Laodelphax striatellus* in China. MSc Thesis, Nanjing Agricultural University, Nanjing. ［蒋欣雨，2014. 白背飞虱与灰飞虱的微卫星开发及种群遗传结构研究. 南京：南京农业大学硕士学位论文］

Kumar S, Stecher G, Tamura K, 2016. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Mol. Biol. Evol.*, 33(7): 1870–1874.

Liao FR, 2004. Genetic Diversity of Rice Stripe Virus and of Its Vector *Laodelphax striatellus*. MSc Thesis, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou. ［廖富荣，2004. 水稻条纹病毒及其介体灰飞虱的遗传多样性. 福州：福建农林大学硕士学位论文］

Lin ZW, Liu Y, Xin HP, 2004. A primary study of *Laodelphax striatella* (Fallen) bio-character in cold region rice. *J. Heilongjiang August First Land Reclam. Univ.*, 16(2): 15–18. ［林志伟，刘洋，辛惠普，2004. 寒地稻田灰飞虱生物学特性初步研究. 黑龙江八一农垦大学学报，16(2): 15–18］

Liu XD, Zhai BP, Liu CM, 2006. Outbreak reasons of *Laodelphax striatellus* population. *Chin. Bull. Entomol.*, 43(2): 141–146. ［刘向东，翟保平，刘慈明，2006. 灰飞虱种群暴发成灾原因剖析. 昆虫知识，43(2): 141–146］

Lohman DJ, Peggie D, Pierce NE, Meier R, 2008. Phylogeography and genetic diversity of a widespread Old World butterfly, *Lampides boeticus* (Lepidoptera: Lycaenidae). *BMC Evol. Biol.*, 8(1): 301.

Maudet C, Miller C, Bassano B, Breitenmoser-Würsten C, Gauthier D, Obexer-Ruff G, Michallet J, Taberlet P, Luikart G, 2002. Microsatellite DNA and recent statistical methods in wild conservation management: applications in alpine ibex [*Capra ibex* (*ibex*)]. *Mol. Ecol.*, 11(3): 421–436.

Niu CW, Zhang QW, Ye ZH, Luo LZ, 2006. Analysis of genetic diversity in different geographic populations of the beet armyworm *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) with AFLP technique. *Acta Entomol. Sin.*, 49(5): 867–873. ［牛成伟，张青文，叶志华，罗礼智，2006. 不同地区甜菜夜蛾种群的遗传多样性分析. 昆虫学报，49(5): 867–873］

Peakall R, Smouse PE, 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol. Ecol. Notes*, 6(1): 288–295.

Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P, 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2): 945–959.

Raymond M, Rousset F, 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J. Hered.*, 86: 248–249.

Sun JT, 2012. Microsatellites Isolation and Population Genetic Structure Analysis of *Tetranychus urticae* and *Laodelphax striatellus* in China.

PhD Dissertation, Nanjing Agricultural University, Nanjing. [孙荆涛, 2012. 二斑叶螨与灰飞虱的微卫星开发及种群遗传结构研究. 南京: 南京农业大学博士学位论文]

Sun JT, Li JB, Yang XM, Hong XY, 2012. Development and characterization of nine polymorphic microsatellites for the small brown planthopper *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae). *Genet. Mol. Res.*, 11: 1526 – 1531.

Sun JT, Wang MM, Zhang YK, Chapuis MP, Jiang XY, Hu G, Yang XM, Ge C, Xue XF, Hong XY, 2015. Evidence for high dispersal ability and mito-nuclear discordance in the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus*. *Sci. Rep.*, 5: 8045.

Sun ZG, Wang BX, Chen TM, Xu B, Xing YG, Dai HM, Xu DY, 2018. Advances in rice resistance to small brown planthopper. *J. Northern Agric.*, 46(5): 107 – 112. [孙志广, 王宝祥, 陈庭木, 徐波, 邢运高, 代慧敏, 徐大勇, 2018. 水稻灰飞虱的研究进展. 北方农业学报, 46(5): 107 – 112]

Tai DL, Li Y, Mei AZ, Ding ZK, Wang CL, Zhong FX, 2005. Cause Analysis and Control Countermeasures for Recurrence of *Laodelphax striatellus* in 2004. *China Plant Prot.*, 25(3): 29 – 31. [邰德良, 李瑛, 梅爱中, 丁志宽, 王春兰, 仲凤翔, 2005. 2004 年稻田灰飞虱重发原因分析与控制对策. 中国植保导刊, 25(3): 29 – 31]

Takezaki N, Nei M, 1996. Genetic distances and reconstruction of phylogenetic trees from microsatellite DNA. *Genetics*, 144(1): 389 – 399.

Tang XT, Tao HH, Du YZ, 2015. Microsatellite-based analysis of the genetic structure and diversity of *Aleurocanthus spiniferusm* (Hemiptera: Aleyrodidae) from tea plants in China. *Gene*, 560(1): 107 – 113.

Wan YZ, Qu ZC, Cao QY, Shen DL, 2001. RAPD analysis of different populations of *Laodelphax striatellus*. *J. Fudan Univ.* (*Nat. Sci.*), 40(5): 535 – 543. [万由衷, 曲志才, 曹清玉, 沈大棱, 2001. 不同种群灰飞虱(*Laodelphax striatellus*)的 RAPD 分析. 复旦大学学报(自然科学版), 40(5): 535 – 543]

Wu XF, Zhang GB, Lin MS, Chen J, 2005. Outbreak reasons and control strategies of rice stripe. *Chin. Agric. Sci. Bull.*, 21(2): 237 – 241. [吴雪芬, 张国彪, 林茂松, 陈军, 2005. 水稻条纹叶枯病暴发原因及其防治对策研究. 中国农学通报, 21(2): 237 – 241]

Wu XW, 2001. Pied Piper Effect of the Insect Migration Arena in Northeastern China. Nanjing Agricultural University, Nanjing. [武向文, 2001. 我国东北地区昆虫迁飞场的 Pied piper 效应. 南京: 南京农业大学硕士学位论文]

Yang J, Shang XP, Yao YX, Zhao WX, 2018. Correlation between sample size and *Obolodiplosis robiniae* genetic diversity index based on microsatellite DNA data. *For. Res.*, 31(5): 118 – 124. [杨君, 尚兴朴, 姚艳霞, 赵文霞, 2018. 基于微卫星 DNA 标记分析刺槐叶瘿蚊遗传多样性指数与样本量的相关性. 林业科学研究, 31(5): 118 – 124]

Yang ZY, Miao YW, Li DL, Huo JL, Chen T, He CY, Chuang XH, Tang SK, 2007. Unfolding of population structure in Dehong buffalo using microsatellite DNA markers. *Zool. Res.*, 28(6): 659 – 663. [杨泽宇, 苗永旺, 李大林, 霍金龙, 陈涛, 何朝阳, 创向辉, 汤守锟, 2007. 德宏水牛微卫星标记分析的群体遗传变异. 动物学研究, 28(6): 659 – 663]

Zhang ZY, Chen B, Zhao DJ, 2013. Functional modulation of mitochondrial cytochrome c oxidase underlies adaptation to high-altitude hypoxia in a Tibetan migratory locust. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 280(1756): 2758.

(责任编辑: 马丽萍)